云 南 植 物 研 究 2002，24（1）：94～102
Acta Botanica Yunnanica

# 花卉基因工程研究进展Ⅱ：花型、花期、货架期*

张石宝，胡 虹**，李树云
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：近10年来，基因工程研究在机理、酶的纯化及基因分离等方面取得了很大的成就，这些成就已广泛用于花卉产业，并在花卉改良研究中取得突出的成效。本文详细介绍了基因工程用于改良花型、花期和货架期等方面的研究进展。
关键词：基因工程；花型；花期；货架期

# Advances in Genetic Engineering of the Flowers and Plants Ⅱ：Flower Shape，Flowering Time and Shelf life of Flower

ZHANG Shi－Bao，HU Hong，LI Shu－Yun
（*Kunming Institute of Botany*，*The Chinese academy of sciences*，*Kunming* 650204，*China*）

**Abstract**：In the past 10 years，the genetic engineering including the mechanism，purification of enzymes and isolation of genes had gotten a great achievement. In the industry of the flowers and plants it also had come into wide use and gotten outstanding achievement in the study of the flowers and plants. The paper reports the advances of genetic engineering used to improve the shapes of flower，flowering time and shelf life of flower in detail.
**Key words**：genetic engineering；flower shape；flowering time；shelf life of flower

## 1 引言

传统育种技术对现代花卉业的发展作出了极大贡献，目前仍扮演着重要的角色，但其远缘杂交亲和性差，难于打破生物物种的限制，周期长，某些优良性状难以保持（包满珠，1997）。不断成熟的生物技术，尤其是基因工程技术为现代花卉育种带来了全新的思路，优越性日益凸现，不但大大缩短了育种周期，且可有目的改良某些性状，提高了效率。1987年，由Meyer等获得了第一例改变花色的转基因矮牵牛（Meyer等，1987），标志着花卉分子育种时代的到来。目前许多主要观赏植物已建立了遗传转化体系，获得了一批转基因花卉，如矮牵牛（*Petunia*）、香石竹（*Dianthus*）、草原龙胆（*Eustoma*）、菊花（*Dendranthema*）、百合（*Lilium*）、玫瑰（*Rosa*）、郁金香（*Tulipa*）、非洲菊（*Gerbra*）（Mol等，1998；Lu等，1991；Aanhane等，1995；Robinson等，1993；Elomaa等，1993；Tunen

---

* 基金项目：中国科学院“西部之光”人才培养计划及中国科学院知识创新工程资助项目。
** 通讯作者
收稿日期：2000－11－27，2001－04－13接受发表
作者简介：张石宝（1970－），男，在职硕士研究生，主要从事植物生理生态学和高山花卉研究。

等，1995；何小玲等，1998）等。少数种类如康乃馨已开始进入商业化生产（Mol 等，1998）。

影响花卉观赏品质的因素很多，如观赏寿命、花朵大小、花色、开花时间等。目前花卉基因工程的研究已不再局限于花色。有关观赏寿命、花期以及花型等性状的研究已比较多（傅荣昭等，1995），前文已对花色改良方面的研究进展进行了综述，本文对瓶插寿命、花期以及花型基因工程的研究进展进行介绍。

## 2　改良花型

利用染色体加倍技术可以实现增加花径大小和花瓣数的目标，但机率很低。通过分子生物学手段已鉴定出控制花发育的同源异型基因，通过改变同源异型基因的表达方式，可有目的改变花型，如花大小和形状（瞿礼嘉等，1998；华志明，1998），也可以通过在新的植物种中抑制 AG 类基因的活性获得重瓣花（吴乃虎和刁丰秋，1998）。

花型改造的机理源于花发育的 ABC 模型。ABC 模型（Coen 等，1991）的中心思想是调控花器官的发育是由同源异型基因控制的，这些同源异型基因按其功能可分为 A、B、C 三组，A 组基因调控花萼和花瓣，B 组基因决定花瓣和雄蕊的发育，C 组基因调控雄蕊和心皮发育。目前已不同程度上证实了 ABC 模型的正确性。在研究调控胚珠发育的基因中，发现矮牵牛的 2 个 MADS 盒基因 *FBP*7 和 *FBP*11 在胚珠原基、珠被和珠柄中专一地表达。*FBP*11 基因在转基因植物中过量表达导致花萼和花瓣上形成胚珠，在表达 FBP11 的花萼表面也形成了胎座组织，说明 *FBP*11 与胚珠和胎座组织的形成有关，而胚珠代表了一类花器官，其发育为 *FBP*7 和 *FBP*11 所调控。因此认为可把 ABC 模型延伸，将 *FBP*7 和 *FBP*11 基因列为 D 基因，由它决定形成胎座和胚珠的特征（许智宏，1999）。

**表 1　控制花器官发育的主要基因**

Table 1　Main genes controlling the development of floral organs

| 基因 Gene | 突变体表型或功能 Phenotype of mutant or function | 文献 Reference |
|---|---|---|
| *AP*1 | 花转变成花序，花萼变成花苞，形成不正常花瓣 | Mandel 等，1992 |
| *AP*2 | 增强 *AP*1 和 *LFY* 的表型 | Jofuku 等，1994 |
| *AP*3 | *Ap*3 突变表现为花瓣变成萼片，雄蕊消失 | Jack 等，1992 |
| *AG* | 形成多萼片和多花瓣，雄蕊和雌蕊被萼片和花瓣所代替 | Mizukami 等，1997 |
| *CAL* | 增强 *AP*1 的表型 | Bowman 等，1993 |
| *TFL*1 | 控制花序分生组织的稳定性并调节花分生组织的产生 扮演基因开关的作用，正调节同源异形基因的表达 | Shannon 等，1991 |
| *LFY* | 已知的花分生组织特异基因与花器官发生基因这一顺序中最早表达的基因 | Weigel 等，1992 |
| *CEN* | 金鱼草中的 *TEL*1 同源异型基因，控制花序发育 | Bradley 等，1997 |
| *FLO* | 花序上形成花序，只有重复的花序结构而不能形成花 | Levy & Dean，1998 |
| *SQUA* | 金鱼草中与 *AP*1 对应的基因，突变使花逆转为花序枝 | Levy & Dean，1998 |
| *UFO* | 参与花器官分轮模式建立，对 *AP*3 和 *PI* 具有活化作用 | 傅永福等，1997 |
| *CLV*1 | 突变导致拟南芥形成扩大的分生组织 | 傅永福等，1997 |
| *FBP*2 | 共抑制导致花瓣变绿，雄蕊被绿色花瓣代替，在胚珠和胎座部位长出花，形成花中花 | 傅永福等，2000 |
| *FBP*11 | 超量表达导致萼片和花瓣上异位胚珠发生 | 国凤利等，1997 |

从非洲菊中克隆到了一些 MADS 盒基因，其中 2 个 *AGAMOUS* 基因、2 个 *GLOBOSA* 基因和 1 个 *DECIFIENCS* 分别参与了花瓣（B 功能）和雄蕊雌蕊（C 功能）的发育（Yu 等，1999）。

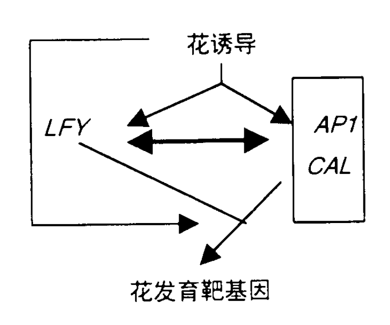



图1　花发育的调节途径

Fig. 1　Regulatory pathway of gene of flower development

利用突变体，已从拟南芥中克隆到大量控制花器官发育的基因（表1）。其中6个基因在花发育中扮演着重要的角色，*LFY*、*AP*1、*CAL*、*AP*2为花分生组织决定基因，这四种基因是早期表达基因，为花发育转换基因，*AP*2、*AG*起限定有关基因在特定的花器官中表达的作用（赵大中等，1999）。在拟南芥花分生组织的形成中，*LFY*和*AP*1基因可能起到关键性调控作用。而且由营养生长组织向生殖生长组织的转变是由*LFY*、*AP*1、*CAL*共同作用的（Liljegren等，1999），它们控制花发育作用模式如图1（Weigel等，1995）。

同源异型基因控制花型的过程十分保守，在几乎所有的观赏花卉中都是一样的（瞿礼嘉等，1998）。通过改变同源异型基因表达，可以改造花型。将矮牵牛同源异型基因*FBP*2及cDNA与CaMV35S启动子和MOS3终止子融合，构建了表达载体*PBP*2导入烟草，导致烟草花型改变，雄蕊上产生了花瓣（于静娟等，1989）。通过转基因技术抑制的AG基因的表达，拟南芥雄蕊和心皮被花瓣取代，形成了重瓣花（Coen等，1991）。

## 3　改变花期

植物开花分为开花决定、花发端和花器官形成3个过程，其中开花决定是花发端和花器官形成的基础，直接控制开花时间。利用拟南芥的突变体已定位了约80个位点影响开花时间（表2），其中一些基因促进开花，另一些抑制开花；还有的受环境的作用。根据突变体对环境因子的反应，在拟南芥菜中至少存在4条途径影响开花时间：开花抑制途径、自主促进途径、春化促进途径和光周期促进途径（许智宏，1999）。

### 3.1　开花抑制途径

开花抑制途径中有关基因的功能是在植物发育到一定大小或年龄之前抑制开花。*EMF*1基因在开花的抑制中起着主要的作用，因为*emf*1和*emf*2突变体不必经历营养生长阶段即可开花，这种抑制作用随着植物的发育而逐渐降低，当降低到一定程度时茎端分生组织开始分化为花序分生组织，进而形成花（Levy & Dean，1998）。

*TFL*1的作用是在茎端分生组织中抑制花的形成，正常情况下*TFL*1的表达很弱，有利于花的形成，而过量组成型表达使得花的分化受到抑制而继续进行营养生长，一些双突变研究发现，*TFL*1推迟开花的功能可能是通过阻遏自主促进途径中促进开花基因（如*FCA*、*FVE*和*FPA*）的作用而表现出来的（雍伟东等，2000）。

### 3.2　自主促进途径

自主促进途径有关的基因随植物的发育，起着拮抗抑制开花的作用。在拟南芥中发现的晚花突变体已超过29个，这些突变体可分为2类（雍伟东等，2000）。一类包括*fca*，*fpa*，*ld*，*fve*，*fy*等，对春化作用敏感，但在非诱导光周期下开花更晚（Levy & Dean，1998），它们的特点是无论长日或短日下开花都晚于野生型，如果给予一定的低温处理，

突变体的开花时间可以提前，表明这些基因在正常的植物体内是通过一条自主的途径促进开花，不受环境的影响。第 2 类晚花突变体包括 *co*，*fd*，*fe*，*fha*，*ft*，*fwa* 和 *gi*，对春化和光周期都不敏感，这些基因所起的作用与开花的长日诱导途径相关（雍伟东等，2000）。

### 3.3　光周期促进途径

光周期是与植物成花转变关系最密切的环境因素之一。自 1928 年 Garner 等人发现植物开花的光周期现象以来，人们一直在探索光周期诱导植物开花的内在机制。近年来通过拟南芥的突变体研究，已分离出不少与光周期有关的基因（表 2）（Koornneef 等，1998；Levy & Dean，1998）。

植物体内感受光的物质是光受体，光受体分为隐花色素、UV－B 受体和光敏色素。光敏色素可分为 5 种：PhyA、PhyB、PhyC、PhyD 和 PhyE，隐花色素有两种：Cry1 和 Cry2，它们受基因控制。拟南芥中有 5 种基因 *PHYA*、*PYB*、*PHYC*、*PHYD*、*PHYE*，除 *PHYA* 和 *PYB* 同源性高于 80%，其它 *PHY* 间仅有 50%左右的同源性（邓兴旺等，1998）。拟南芥中，*PHYA* 可使拟南芥提前开花，而 *PHYB* 则抑制开花（Halliday 等，1994）。蓝光受体 Cry1 和 cry2 由 *FHA* 基因编码，在长日照下促进开花（雍伟东等，2000）。

光周期诱导需要适当的昼夜节律，*CCAL* 和 *LHY* 的水平会随着昼夜节律的变化而改变，过量表达 *CCAL* 或 *LHY* 会导致下胚轴变长和晚花，也改变其本身和其他一些基因节律性表达（雍伟东等，2000）。一般认为 *CO* 在茎端表达，诱导 *LFY* 和 *AP*1 表达后，使茎分生组织变为花分生组织。即使 *CO* 只在叶中表达，同样促进拟南芥提前开花，说明 *CO* 的表达对叶中开花刺激物质（开花素）起重要作用。

拟南芥开花时间除受光周期影响外，还受光质的影响。已鉴定出两类开花光周期反应的突变体，一类是通过影响内源生理节奏从而影响光周期测量，导致开花时期改变的突变体，另一类是影响长日光周期的突变体，如 *CO*、*GI* 等，*CO* 转录水平是长日应答促进开花的主要因子（韩玉珍等，1998）。

### 3.4　春化促进途径

许多花卉（如百合、菊花）需经历一定的低温阶段，才能完成花芽分化而开花。春化作用是一个诱导体内特异基因表达的过程，冬小麦经一定时间的低温处理后可观察到一些基于转录水平表达差异而产生特异蛋白的表达。在拟南芥中克隆到 4 个与春化作用有关的基因 *VRN*1、*VRN*2、*VRN*3 和 *VRN*4（Chandler 等，1996）。种康等从冬小麦中筛选到一序列春化相关的 cDNA 克隆：*VERC*203、*VERC*17、*VRC*49 和 *VRC*54，利用反义 RNA 技术，发现经部分春化处理的转反义基因植株与对照相比，开花被显著抑制，表明 *VER*203 和 *VER*17 直接参与春化过程，影响开花时间（种康等，1998）。Finnegan 等人发现经低温处理 4－8 周 DNA 甲基化水平降低到正常的 86%，且通过反义甲基化转移酶（MET1）可使拟南芥细胞中 DNA 甲基化水平降低 10－100%，DNA 甲基化水平的降低对拟南芥的生长影响很大，如开花提前、株形变小等，由此推测春化作用的分子基础有可能是低温促进基因去甲基化，使促进开花的基因得到表达（Finnegan 等，1996）。

开花时间是由许多基因共同作用的结果，花早期发育基因间相互作用的可能遗传模式如图 2（Ma，1997）。

表2 与开花时间有关的基因

Table 2 Genes controlling flowering time

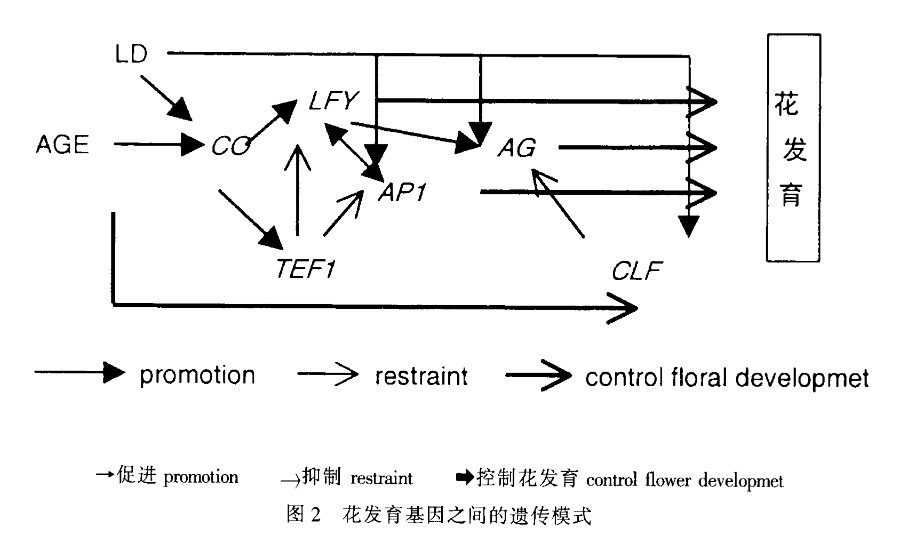
| 基因<br>Gene | 突变体表型或功能<br>Phenotype of mutant or function | 文献<br>Reference |
|---|---|---|
| 开花促进基因 | | |
| *ADG-1* | 叶片中缺少淀粉和晚花 | Levy & Dean, 1998 |
| *CO* | 晚花 | Levy & Dean, 1998 |
| *DET2* | 晚花 | Chory 等, 1991 |
| *FCA* | 晚花并对春化作用非常敏感 | Koornneef 等, 1998 |
| *FHA* | 开花稍迟，低强度蓝光下胚轴变长 | Levy & Dean, 1998 |
| *FT* | 晚花 | Koornneef 等, 1998 |
| *FVE* | 晚花 | Koornneef 等, 1998 |
| *GA1* | 晚花 | Levy & Dean, 1998 |
| *GAL* | 在长日照下晚花，短日照下不开花 | Levy & Dean, 1998 |
| *GI* | 晚花并使叶片中淀粉增加 | Levy & Dean, 1998 |
| *LD* | 晚花，对春化敏感 | Levy & Dean, 1998 |
| *PGM* | 晚花 | Levy & Dean, 1998 |
| *PHYA* | 远红光下胚轴变长，晚花 | Whitelam 等, 1993 |
| 开花抑制基因 | | |
| *EMF* | 早花，幼胚期直接开花，无营养生长 | Levy & Dean, 1998 |
| *CCAL* | 过量表达胚轴变长，失去时钟节律和晚花 | Levy & Dean, 1998 |
| *CLF* | 早花，叶片上卷 | Levy & Dean, 1998 |
| *ELF3* | 短日下早花，下胚轴变长，无时间节律 | Zagotta 等, 1992 |
| *LHY* | 过量表达胚轴变长，失去时间节律和晚花 | Schaffer 等, 1998 |
| *PHYB* | 早花 | Levy & Dean, 1998 |
| *SPY* | 早花 | Jacobsen 等, 1993 |
| *TFL1* | 早花，抑制花在顶端形成，维持无限花序；延迟营养生长向生殖生长的转变 | Bradley 等, 1997 |
| *WLC* | 早花，植株小，表现叶片卷曲 | Bancroft 等, 1993 |
| 光周期控制途径 | | |
| *CO* | 晚花，对春化不敏感 | 雍伟东等, 2000 |
| *FHA* | 晚花，对春化不敏感 | 雍伟东等, 2000 |
| *HY4* | 晚花，对春化不敏感 | 雍伟东等, 2000 |
| *FD*, *FE*, *FT*, *FWA*, *GI* | 晚花，对春化不敏感 | 雍伟东等, 2000 |
| *LHY*, *CCA1* | 晚花，破坏昼夜节律 | 雍伟东等, 2000 |
| 春化控制途径 | | |
| *VRN1*, *VRN2*, *RN3*, *VRN4* | 晚花，对春化不敏感 | Chandler 等, 1996 |

通过控制基因 *AP1* 的超表达导致转基因烟草的花期明显提前（华志明，1998）。将 *LFY* 基因与 CaMv35S 启动子构建成表达载体转化菊花，跟正常植物相比，转基因植株中，有3株分别提早65、67、70天开花，2株分别推迟78、90天开花（邵寒莉等，1999）。杨树正常开花需要8-10年，将拟南芥 *LFY* 基因转入杨树中，6-7月个就开花（Coupland，1995）。将 *AP1* 基因用农杆菌转化矮牵牛，转基因植株表现出持续不断开花的特性（安利忻等，2001）。这些结果说明通过导入开花时间基因，有可能调控花卉的开花时间。

## 4 延长花卉贮存期

通常花卉生产地和消费地相距较远，鲜花必须具有较长货架期才能满足其商品性和顾客的需要。影响花卉观赏寿命的因素非常多，但乙烯与花卉衰老的关系最直接，乙烯是一种内源衰老激素。花卉衰老最初的反应之一是自动催化而产生乙烯。一方面是衰老过程产生乙烯，另一方面产生的乙烯又进一步促进衰老，最终导致花朵凋谢变质。各种花卉对乙烯都具有一定程度的敏感性，而香石竹、满天星、百合、六出花、卡特兰等主要观赏花卉

对乙烯反应非常敏感。




→促进 promotion　　→抑制 restraint　　➡控制花发育 control flower developmet

图 2　花发育基因之间的遗传模式

Fig.2　Genetic model of genes of flower develoment

近几年来，对控制乙烯生物合成的基因和衰老过程中的基因进行了较深入的研究。在乙烯生物合成过程中，最关键的酶是 ACC 合成酶和 ACC 氧化酶。在矮牵牛上发现授粉能诱导花合成乙烯而衰老（Wang 等，1992）。目前已从香石竹、天竺葵、矮牵牛中克隆到了这两个酶基因。与早期从番茄中克隆的有较高同源性（Raghathama 等，1991；Park 等，1992）。Woodson 等人和 Drory 等人研究了香石竹花瓣衰老乙烯对基因表达的调控，乙烯合成酶的 mRNA 丰度与乙烯增加是一致的（Woodson 等，1988；Dorry 等，1993）。

有人将一个香石竹的乙烯合成酶基因 *CARN*363 反向导入香石竹中，获得了衰老延缓的香石竹（何小玲等，1998）。Anhane 等人将 ACC 合成酶基因反向导入香石竹，转基因的香石竹比正常香石竹的观赏寿命延长两倍（Anhane 等，1995）。目前月季、百合、天竺葵、龙胆等已成功建立了与耐贮性有关的转化体系。

## 5　问题与展望

花卉基因工程的研究已经较多，取得了喜人的成就，但目前主要涉及改良花色和花型、调节开花期、延长货架期等方面。有关观赏花卉的其它品质，如香味、大小、抗性等方面的研究难度很大，这些工作还处于起步阶段。如对香气的研究还只集中在香精的化学分析上，花的香味物质生物合成途径中的酶和基因研究相对滞后（Tanaka 等，1998）。许多花卉如春兰、茉莉花等颜色单调，花小，但香味浓郁。而大多数鲜切花虽然颜色艳丽，花大，但缺少香味。通过分子生物学和遗传手段，首先弄清香味物质合成的关键酶，并克隆相关的基因，然后通过适宜的转化方法将香味基因导入其它花卉作物中，培育出颜色艳丽，花大，花型好且具有香味的花卉是未来花卉基因技术育种的一项重要内容。

株型通常受激素和环境因子的调控，尤其赤霉素对花的高矮有重要的影响。Pellegrineschi 等用农杆菌转化天竺葵，发现转化植株 牛儿醇和其它芳香族物质含量显著提高，植

株矮化，枝叶更繁茂（Pellegrineschi 等，1994）。1995 年 Handa 等将 ROL 基因导入高原龙胆（*Eustoma*），使转基因植株矮小（Handa 等，1995）。

抗病基因工程已在棉花、水稻等作物取得很大成就，而在观赏植物上的研究较少。Marchant 等用离子轰击法成功建立了月季抗黑斑病的转化系（Marchant 等，1998）。有关花卉作物抗性的基因工程将是今后的重要方向之一。

花卉花期、花型和延长观赏寿命的研究虽然相对深入一些，关键酶和基因大多被克隆分离，但这方面的转基因花卉很少，重要原因之一是控制这些性状的基因非常多，尤其花器官特征基因和开花时间基因互相影响，不易控制表达时间，今后这方面重要的研究内容之一是如何保证导入基因在适当的时间表达。

我国野生花卉资源丰富，尤其是高山花卉非常具有特色，但由于适应性或存在某些不符合消费需求的性状的限制，目前大多尚难于商业化应用。同时高山花卉具有特异的基因资源（如抗病性、花色等），通过基因工程手段提高高山花卉的适应性、改良高山花卉或者用高山花卉基因资源改良现代花卉将具有非常重要的意义。

## 〔参 考 文 献〕

邓兴旺，吴相钰，1998. 高等植物光形态发生的调节机理，见：许智宏，刘春明主编，植物发育的分子机理［M］. 北京：科学出版社，215—224

华志明，1998. 花发育的基因调控与花性状的改造［J］. 生物技术通报，**1**：16—20

吴乃虎，刁丰秋，1998. 植物转录因子与发育调控［J］，科学通报，**43**（20）：2133—2138

何小玲，王金发，1998. 观赏花卉的品质基因及其基因工程问题［J］. 植物生理学通讯，**34**（6）：462—466

种康，谭克辉，1998. 高等植物开发调控的分子基础，见：余叔文，汤章城主编，植物生理与分子生物学（第 2 版）［M］，北京：科学出版社，563—578

瞿礼嘉，顾红雅，胡苹等，1998. 现代生物技术导论［J］. 北京：高等教育出版社，241—286

An LX（安利忻），Liu RW（刘荣维），Chen ZL（陈章良）等，2001. Studies on petunia hybrida transformed with flower-meristem-identity gene *AP*1［J］. *Acta Botanica Sinica*（植物学报），**43**（1）：63—66

Aanhane T，Affrs DR，Florigene BV，*et al*，1995. First rDNA flower to debut in Australia this summer［J］. *Biotechnology News*，**15**（14）：3—7

Bancroft I，Jones JDG，Dean C，1993. Heterologous transposon tagging of the DRL1 locus in *Arabidopsis*［J］. *Plant Cell*，**5**：631—638

Bao MZ（包满珠），1997. Cloning and application of plant anthocyanin genes［J］. *Acta Horticulturae Sinica*（园艺学报），**24**（3）：279—284

Bowman JL，Alvarez J，Weigel D，*et al*，1993. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by *APETALA*1 and interaction gene［J］. *Development*，**119**：721—743

Bradley D，Ratcliffe J，Wincent C，*et al*，1997. Inflorescence commitment and architecture in Arabidopsis［J］. *Science*，**275**：80—83

Chandler J，A Wilson，Dean C，1996. Arabidopsis mutants showing an altered response to vernalization［J］. *Plant J*，**10**（4）：637—644

Chory J，Nagpal P，Peto CA，1991. Phenotypic and genetic analysis of *det*2，a new mutant that affects light-regulated seedling development in *Arabidopsis*［*J*］. *Plant Cell*，**3**：445—459

Coen ES，Meyerowitz EM，1991. The war of the whirls：genetic interactions controlling flower development［J］. *Nature*，**353**：31—37

Coupland G, 1995. Leafy blooms in aspen [J]. *Nature*, **377**: 482—483

Gutterson NC, 1993. Molecular breeding for color, flavor and fragrance [J]. *Scientia Horticulturae*, **55**: 141—160

Dorry A, Maya KS, Wooddson WR, 1993. Expression of ethylene biosynthetic pathway mRNA is spatially regulated with carnation flower petals [J]. *J Plant Physiol*, **141** (6): 663—669

Elomaa P, Honhanen J, Puska R, *et al*, 1993. *Agrobacterium* mediated transfer of antisense chalcone synthase cDNA to Gerbera hybrida inhibits flower pigmentation [J]. *Bio/technology*, **11**: 508—511

Finnegan EJ, Peacock WJ, Dennis ES, 1996. Reduced DNA methylation in *Arabidopsis thaliana* results in plant development [J]. *Proc Nat* Acad Sci USA, **93**: 8449—8454

Fu RZ (傅荣昭), Ma JS (马江生), Cao GC (曹光诚), *et al*, 1995. Advances in genetic engineering of color, fragrance and shape of ornamental plants [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), **22** (4): 381—387

Fu YF (傅永福), Meng FJ (孟繁静), 1997. Gene regulation of flowering transition [J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **37** (5): 393—400

Fu YF (傅永福), Zhao DG (赵德刚), Han YZ (韩玉珍) 等, 2000. Floral homeotic gene FBP2 regulates the expression of peroxidase in leaves [J]. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), **26** (4): 293—296

Guo FL (国凤莉), Meng FJ (孟繁静), 1997. Research progress on floral organ development in petunia [J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **33** (4): 292—296

Han YZ (韩玉珍), Li R (李睿), Meng FJ (孟繁静), 1998. Regulation of flowering by photoperiod in Arabidopsis [J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **34** (5): 401—406

Handa T, Sugimura T, Kato E, *et al*, 1995. Genetic transformation of *Eustoma grandiflorum* with rol genes [J]. *Acta Horticulturae*, **392**: 209—218

Halliday KJ , Koornheef M, Whitelam GC, 1994. Phytochrome B and at least one other phytochrome mediate the accelerated flowering response of *Arabidopsis thaliana* to low re/far - red ratio [J]. *Plant Physiol.*, **104**: 1311—1315

Jack T, Brockman LL, Meyerowitz EM, 1992. The homeotic gene APETALA3 of *Arabidopsis thaliana* encodes a MADS box and is expressed in petals and stamens [J]. *Cell*, **68**: 683—689

Jofuku KD, de Boer BGW, Van Montagu M, *et al*, 1994. Control of *Arabidopsis* flower and seed development by the homeotic gene *APETALA*2. *Plant Cell*, **6**: 1211—1225

Koorneef M, Alonso - Blanco C, Peeters AJM, *et al*, 1998. Genetic control of flowering time in *Arabidopsis* [J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, **49**: 345—370

Levy YY, Dean C, 1998. The transition to flowering [J]. *Plant Cell*, **10**: 1973—1990

Liljiedren SJ, Gustafson - Brown C, Pinyopich A, *et al*, 1999. Interactions among *APETTALA*1, *LEAFY*, and *TERMINAL FLOWER* 1 specify meristem fate [J]. *The Plant Cell*, **11**: 1007—1018

Lu CY, Nugent G, Terse WR, *et al*, 1991. Agrobacterium - mdicatd tannsformation of carnation (*Dianthus carryophyllus* L.) [J]. Bio/Technology, **9**: 864—868

Ma H , 1997. The on and off floral regulatory genes [J]. *Cell*, **89**: 821—824

Mandel MA, Guatafson - Bown C, Savidge B, *et al*, 1992. Molecular characterization of the Arabidopsis floral homeotic gene APETALA1 [J]. *Nature*, **360**: 273—277

Marchant R, Davey MR, Lucas JA, 1998. Expression of a chitinase transgene in rose reduces development of blackspot disease [J]. *Molecular Breeding*, **4** (3): 187—194

Meyer P, Heidmann I, Forkmann G, *et al*, 1987. A new petunia flower color generated by transformation of a mutant with a maize gene [J]. *Nature*, **330**: 677—687

Mizukami Y, Ma H, 1997. Determination of Arabidopsis floral meristem identity by AGAMOUS. *Plant Cell* [J], **9**: 393—408

Mol J, Holton TA, Koes RE, 1998. Floriculture: genetic engineering of commercial traits [J]. *Trends Biotechnol.*, **13**: 350—355

Park KY, Woodson WR, 1992. Molecular cloning of an 1 - aminocyclopropane - 1 - carboxylate synthase from senescing carnation flower petals [J]. *Plant Mol Biol*, **18**: 377—386

Pellegrineshi A, Damon JP, Valtorta N, *et al*, 1994. Improvement of ornamental characters and fragrance production in lemon - scent-

ed geranium through genetic transformation by *Agribactum rhizogenes* [J]. *Bio/Technology*, **12**: 64—68

Raghathama KG, Lawton KA, Coldsbrough PB, *et al*, 1991. Chatacterization of an ethylene-regulated flower senescence-related gene from carnation [J]. *Plant Mol Biol*, **17**: 61—71

Robinson KEP, Firoozabady E, 1993. Transformation of floriculture crops [J]. *Sci Horticul*, **55**: 83—99

Schaffer R, Ramsay N, Samach A, *et al*, 1998. *Late Elongated Hypocotyl*, an Arabidopsis gene encoding a Myb transcription factor, regulates circadian rhythmicity and photoperiodic responses [J]. *Cell*, **93**: 1219—1229

Shannon S, Meeks-Wagner DR, 1991. A mutation in the *Arabidopsis* TFL1 gene affects inflorescence meristem development [J]. *The Plant Cell*, **3** (7): 1221—1237

Shao HL (邵寒霜), Li JH (李继红), Zheng XQ (郑学勤), *et al*, 1999. Cloning of the LFY cDNA from *Arabidopsis thaliana and its transformation to Chrasanthemum morifoliu* [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41** (3): 268—271

Wang H, Woodson WR, 1992. Nucleotide sequence of cDNA encoding the ethylene - flowering enzyme from petunia corollas [J]. *Plant Physiology*, **100** (4): 535—536

Weigel D, Alvarez J, Smith DR, *et al*, 1992. LEAFY controls floral meristem identity in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, **69**: 843—854

Weigel D, Nilsson O, 1995. A developmental switch sufficient for flower initiation in diverse plants [J]. *Nature*, **377**: 495—500

Whitelam GC, Johnson E, Peng J, *et al*, 1993. Phytochrome A null mutants of *Arabidopsis* display a wild - type phenotype in white light [J]. *Plant Cell*, **5**: 757—768

Woodson WR, Lawton KA, 1988. Ethylene - induced gene expression in carnation petals [J]. *Plant Physiol.*, **87**: 498—503

Xu ZH (许智宏), 1999. Plant development and reproduction: advances and prospectives [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41** (9): 909—920

Yong WD (雍伟东), Chong K (种康), Xu ZH (许智宏), *et al*, 2000. Gene control of flowering time in higher plants [J]. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45** (5): 455—466

Yu D, Mika K, Eija P, *et al*, 1999. Organ identity genes and modified patterms of flower development in *Gebera hybrida* (Asteraceae) [J]. *The Plant Journal*, **17** (1): 51—62

Yu JJ (于静娟), Guo FL (国凤莉), Zhao DG (赵德刚), *et al*, 1999. Cloning of the hemeotic gene *fbp*2 from petunia hybrida and its effects in tobacco flower [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41** (1): 45—50

Zagotta MT, Shannon S, Jacobs C, *et al*, 1992. Early-flowering mutants of Arabidopsis thaliana [J]. *Aust J Plant Physiol*, **19**: 411—418

Zhao DZ (赵大中), Yong WD (雍卫东), Chong K (种康), *et al*, 1999. Minireview of research advances on flowering in higher plant [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **16** (2): 157—162